Gedruckt mit Unterstützung aus dem Jerome und Margaret Stonborough-Fonds

Über die Erregungsleitung bei Mimosen

Von

Dr. Karl Umrath

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der Universität Graz

(Vorgelegt in der Sitzung am 26. November 1925)

Einleitung.

In Fortführung der Untersuchungen, die ich[1] im vorigen Jahre angestellt hatte, habe ich die Erregungsleitung bei *Mimosa Spegazzinii*, die mir als einjährige Pflanze in großer Zahl und in gutem Zustand zur Verfügung stand, studiert und einige ergänzende Beobachtungen an *Mimosa pudica* angestellt. Zu der jetzt viel diskutierten Frage der Art der Leitung im Stamm habe ich versucht, auch durch Beobachtungen mit dem Kapillarelektrometer einen Beitrag zu liefern. Schließlich habe ich den zeitlichen Verlauf der bei der Erregungsleitung auftretenden elektrischen Negativitätswelle bestimmt und im Einklang mit analogen Untersuchungen[2] an anderen Objekten dessen Abhängigkeit von der Leitungsgeschwindigkeit nachgewiesen. Bei den letztgenannten Bestimmungen wurde ich von Herrn J. Rüpschl in dankenswerter Weise unterstützt.

Methodik.

Das Kapillarelektrometer bestand aus einer mit Quecksilber beschickten, fein ausgezogenen Glaskapillare. die mit ihrem unteren Ende in 25prozentige Schwefelsäure tauchte. Am Boden des Schwefelsäuregefäßes befand sich Quecksilber mit breiter Kuppe und ein eingeschmolzener Platindraht zur Zuleitung. In das Quecksilber der Kapillare tauchte ein Platindraht von oben ein. Während der Beobachtung war ein Pol mit dem Topf der Pflanze leitend verbunden, der andere mit einer sehr feinen, vergoldeten Nähnadel, die in den zu untersuchenden Pflanzenteil eingestochen war. Wir haben diese Methode gewählt, weil die Epidermis nach Bose und Guha[3] auf schwache Reize keine negative Potentialschwankung zeigt und auch nach starken an dieser ein anderer zeitlicher

---

[1] K. Umrath, Über die Erregungsleitung im Blatte von *Mimosa pudica*. Diese Sitzungsberichte, Bd. 134, Abt. I., math.-naturw. Kl., p. 21 bis 45. 1925.

[2] Vor allem ist hier zu erwähnen R. S. Lillie, The conditions determining the rate of conduction in irritable tissues and especially in nerve. Amer. Journ. of physiol., Bd. 34, p. 414 bis 445, 1914.

[3] J. Ch. Bose und S. Ch. Guha. The Dia-Heliotropie Attitude of Leaves as determined by Transmitted Nervous Excitation. Proceedings of the Roy. Soc. ot London. B. Vol. 93, p. 153 bis 178, 1922.

Spannungsverlauf zu erwarten ist als an den eigentlich erregungsleitenden Systemen. Dabei mußte allerdings auf sogenannte unpolarisierbare Elektroden verzichtet werden. Zu große Spannungen zwischen dem untersuchten Organ und dem Topf konnte man vor dem Versuch kompensieren. Der Quecksilberminiskus wurde durch ein schwach vergrößerndes Mikroskop mit Okularmikrometer beobachtet. Einer Verschiebung um einen Teilstrich entsprachen etwa 1·9 Millivolt, während die Negativitätswellen 5 bis 25 Millivolt betrugen. Der zeitliche Verlauf der Negativitätswelle wurde derart aufgenommen, daß einer von uns durch das Mikroskop beobachtete und den Durchgang des Quecksilberminiskus durch die einzelnen Teilstriche oder halben Teilstriche angab, der andere diese mit den zugehörigen Zeiten, die er an der zu Beginn der Quecksilberbewegung in Gang gesetzten Stoppuhr ablas, notierte. Die so erhaltenen Kurven wurden analysiert. Alle Versuche wurden im Glashaus an Topfpflanzen ausgeführt.

Die Erregungsleitung bei *Mimosa Spegazzinii.*

1. Das Fiederblättchen.

Die Erregungsleitung im Fiederblättchen ist ähnlich der bei *Mimosa pudica.* Die rasche Leitung scheint aber bei *M. Spegazzinii* viel leichter auslösbar zu sein. Auch beim Einschneiden in den Mittelnerven nahe der Spitze und bei Durchschneidung der Randnerven war die Reaktionszeit meist so kurz, daß ich die Leitungsgeschwindigkeit nicht messen konnte. Um die langsame Leitung auszulösen, habe ich von einer alten Schnittfläche aus 1 bis 2 *mm* in die Lamina eingeschnitten. Zwei am 18. Juli bei 25 bis 29° C. ausgeführte Versuchsserien von je zehn Versuchen mit 0·3 bez. 1·4 *cm* mittlerem Abstand vom Tertiärgelenk ergaben eine Leitungsgeschwindiigkeit von $0 \cdot 17 \pm 0 \cdot 023$[1] *cm* sek.$^{-1}$ Der Wert bei *Mimosa pudica* ist $0 \cdot 155 \pm 0 \cdot 006$[2] *cm* sek.$^{-1}$, der Unterschied liegt also innerhalb des Fehlerbereiches.

2. Der sekundäre Blattstiel.

Im sekundären Blattstiel ist der bedeutendste Unterschied gegen *Mimosa pudica* der, daß die Sekundärgelenke gut und fast unmittelbar nach dem nächstbenachbarten Fiederblättchenpaar reagieren. Um die geringe Leitungsgeschwindigkeit zu bestimmen, habe ich ein Fiederblättchen an seiner Spitze, unter möglichster Schonung der Nerven angeschnitten. Die Zeit zwischen den Reaktionen zweier, einige Zentimeter von einander entfernter Blättchen wurde mit der

---

[1] Ich gebe die Leitungsgeschwindigkeiten immer mit den wahrscheinlichen Fehlern an.

[2] K. Umrath, l. c., Tab. 1, p. 24.

Stoppuhr, die Entfernung mit dem Stechzirkel gemessen. Zwei Versuchsserien von je zehn Versuchen vom 13. Juli bei 27° C. ergaben:

bei basipetaler Leitung $0 \cdot 39 \pm 0 \cdot 014$ *cm* sek.$^{-1}$
akropetaler $0 \cdot 39 \pm 0 \cdot 015$ *cm* sek.$^{-1}$

also übereinstimmende Geschwindigkeiten in beiderlei Sinn und unbedeutend größer als bei *Mimosa pudica.*

Um die mittlere Leitungsgeschwindigkeit sicher zu erhalten, braucht man nur den anderen sekundären Blattstiel des Blattes stark anzubrennen. Sonst kann man auch die Kantenbündel mit einer scharfen Schere anschneiden, muß aber dann jene Versuche ausscheiden, bei denen man nur die geringe Leitungsgeschwindigkeit ausgelöst hat, und die, bei denen die mittelrasch geleitete Erregung erlischt, wobei immer die langsam geleitete ausgelöst wird. Man kann auch die Kantenbündel vorsichtig von oben her anbrennen, wobei es aber kaum zu vermeiden ist, daß man außer einigen Fällen langsamer Leitung auch noch durch zu starkes Anbrennen, hie und da Werte der großen Leitungsgeschwindigkeit erhält, die man beide ausscheiden muß. Die dreierlei Leitungsgeschwindigkeiten liegen bei *Mimosa Spegazzinii* so weit auseinander, daß die Zerlegungen unmittelbar gegeben erscheinen. Die folgenden drei Versuchsgruppen bestehen aus je zehn Versuchen:

Anbrennen d. anderen sek. Bl. st.
akropet. Leitung...... $1 \cdot 08 \pm 0 \cdot 06$ *cm* sek.$^{-1}$ 31' C. 20. Juli
Anschneiden d. Kantenbündels
basipet. Leitung...... $0 \cdot 79 \pm 0 \cdot 05$ *cm* sek.$^{-1}$ 26 bis 30° C. 27
Anbrennen von oben
basipet. Leitung ..... $0 \cdot 84 \pm 0 \cdot 05$ *cm* sek.$^{-1}$ 26 bis 30° C. 27.

Bei Durchschneidung eines Nerven im Fiederblättchen erscheint diese mittlere Leitungsgeschwindigkeit oft, wenn auch meist nur auf kurze Strecken und mit Überspringung einiger Blättchen oder Blättchenpaare im sekundären Blattstiel. Die Sekundärgelenke werden von dieser mittelrasch geleiteten Erregung manchmal noch erreicht, wenn sie, nach den Tertiärgelenken beurteilt, schon erloschen zu sein scheint.

Sehr merkwürdig und charakteristisch für *Mimosa Spegazzinii* ist, daß die mittlere Leitungsgeschwindigkeit im sekundären Blattstiel meist auch dann ausgelöst wird, wenn eine langsam geleitete Erregung sein Sekundärgelenk erreicht.

Die große Leitungsgeschwindigkeit im sekundären Blattstiel ist, wie bei *Mimosa pudica,* durch Anbrennen oder Durchschneiden desselben auslösbar, im letzteren Fall allerdings meist nur auf ganz kurze Strecken. Ich führe die Resultate zweier Versuchsserien von je zehn Versuchen an, bei welchen der sekundäre Blattstiel angebrannt wurde:

basipetale Leitung 2·10 ± 0·17 *cm* sek.$^{-1}$ 27° C. 13. Juli
akropetale 1·75 ± 0·10 *cm* sek.$^{-1}$ 27·5° C. 19. »

Die große Leitungsgeschwindigkeit ist also etwa doppelt so hoch wie bei *M. pudica*, bei welcher die drei Leitungsgeschwindigkeiten im sekundären Blattstiel bei hoher Temperatur allerdings so nahe bei einander liegen, daß eine Trennung, etwa nach Anbrennen von oben, schwer fallen dürfte.

Die Erregungsleitung im geschädigten sekundären Blattstiel. Nach Abschluß meiner Arbeit lernte ich die in diesem Juni erschienene von Snow[1] kennen. Im vierten Abschnitt, p. 195 ff., gibt Snow, an Untersuchungen von Borzi und Catalino anknüpfend, an, daß nach Durchschneidung des sekundären Blattstiels die basipetale Leitung in seiner ersten Hälfte mehr Zeit brauche als in seiner zweiten, daß die Leitung also mit Beschleunigung erfolge. Bei akropetaler Leitung, nach Durchschneidung eines Blättchens sei die Beschleunigung nur gering. Da im nächsten Abschnitt angegeben wird, daß die Fiederblättchen sich bei einem Schnitt in den Blattstiel oft zunächst nicht vollkommen schließen, sondern erst bei einer zweiten Erregungswelle nach einigen Sekunden, handelt es sich jedenfalls um etwas geschädigte Pflanzen, was auch aus Temperatur, 20° C., und Jahreszeit, Oktober, hervorgeht. Ich habe mich deshalb entschlossen, die nähere Untersuchung dieser Erscheinung im Oktober doch noch aufzunehmen. Der Reiz bestand immer im Durchschneiden eines Fiederblättchens. Bei den in Tab. 1 mitgeteilten Versuchsgruppen zu je zehn Versuchen wurden die drei äußersten apikalen und die drei basalen Blättchenpaare von der Beobachtung ausgeschlossen, weil sie zu dieser

Tabelle 1.

Hälfte des Blattstiels	Sinn der Leitung	Durchschnittenes Blättchen	Leitungsgeschwindigkeit *cm* sek.$^{-1}$ und wahrsch. Fehler	Temp. ° C.	Datum
basale	basipetal	mittleres	0·10 ± 0·006	24	14. X. 1925
apikale	akropetal		0·13 0·010	24	14. X. 1925
			0·14 0·012	22	15. X. 1925
	basipetal	3. apikales	0·10 0·007	22	15. X. 1925
		3.	0·12 0·005	23	16. X. 1925
basale		3.	0·23 0·060	23	16. X. 1925
	akropetal	3. basales	0·11 0·007	23	17. X. 1925
apikale		3.	0·20 0·020	23	17. X. 1925

[1] R. Snow, Conduction of Excitation in the Leaf of *Mimosa Spegazzinii*. Proceedings of the Roy. Soc. of London. B. Vol. 98, p. 188 bis 201, 1925.

Jahreszeit oft träger reagieren als die anderen. Von den in Zeile 1 und 2, 5 und 6, 7 und 8 im Resultat wiedergegebenen Bestimmungen beziehen sich je zwei auf verschiedene Teile eines sekundären Blattstiels in demselben Versuch. Man sieht, daß beide Hälften gleich rasch leiten, ferner kann ein Geschwindigkeitsunterschied je nach dem Sinn der Leitung nicht als sichergestellt gelten. Bei akropetaler Leitung wirkt möglicherweise die Verbiegung der folgenden Blättchen durch die gerade reagierenden etwas fördernd, doch kann hiedurch auch ein geringer Fehler in der Messung der Leitungszeit bedingt sein. Der Unterschied zwischen den Geschwindigkeiten für die erste und zweite Hälfte ist beträchtlich, die Beschleunigung also außer jedem Zweifel, doch kaum vom Sinn der Leitung abhängig. Eine langsam basipetal geleitete Erregung löste auch bei diesen geschädigten Pflanzen, im Sekundärgelenk des anderen sekundären Blattstiels die mittlere Leitungsgeschwindigkeit aus, so daß ich nicht entscheiden konnte, ob die geringe Leitungsgeschwindigkeit hier einen Zuwachs erhält.

Es ist sehr auffällig, daß bei diesen Versuchen, im Gegensatz zu denen im Sommer, eine Anzahl von Fiederblättchen an der Seite des sekundären Blattstiels, an der das eine durchschnitten wurde, früher reagieren als die gegenüberstehenden; oft ist die Zeitdifferenz beträchtlich, bis zwei Sekunden. Das zeigt, daß in diesen geschädigten Blättern der seitliche Übergang der Erregung von einem leitenden Zellstrang auf den anderen erschwert ist; wenn die verschiedenen Zellzüge mit etwas verschiedener Geschwindigkeit leiten und ein schwacher Reiz zunächst nur die etwas langsamer leitenden erreicht, so muß die schlechte seitliche Verbindung, wenn sie nicht so schlecht ist, daß die Erregung bald erlischt, Leitung mit Beschleunigung bedingen, bis der durch die rascher leitenden Zellstränge bestimmte Höchstwert erreicht ist. Je besser die Verbindung der Zellzüge untereinander, desto früher wird dieser Höchstwert erreicht, desto geringer also die Beschleunigung, die bei normalen Pflanzen vielleicht kaum nachweisbar ist. Mit denselben Annahmen habe ich versucht, die Zunahme der Leitungsgeschwindigkeit mit der Reizstärke bei *Mimosa pudica* in geschädigtem Zustand[1] zu erklären.

3. Der primäre Blattstiel.

Die Erregungsleitung im primären Blattstiel ist bei *Mimosa Spegazzinii* von der im sekundären sehr wenig verschieden. Gegenüber *M. pudica* fällt besonders auf, wie lange es nach Durchschneidung des primären Blattstiels oft dauert, bis das Hauptgelenk reagiert. Manchmal ergibt sich die geringste Leitungsgeschwindigkeit, meist aber mehr oder weniger höhere Werte. Es wird offenbar, wie im sekundären Blattstiel, zunächst gewöhnlich die mit großer

---

[1] K. Umrath, l. c., p. 38 bis 40.

oder mittlerer Geschwindigkeit geleitete Erregung ausgelöst, welche aber meist erlischt, ehe sie das Hauptgelenk erreicht, dabei aber die langsam geleitete auslöst. Freilich ist eine direkte Beobachtung, wie etwa an den Tertiärgelenken des sekundären Blattstiels, nicht möglich. Der primäre Blattstiel von *M. pudica* unterscheidet sich also von dem von *M. Spegazzinii* einerseits durch die hohen Werte für alle Leitungsgeschwindigkeiten, anderseits dadurch, daß die einzelnen leitenden Systeme voneinander isoliert zu sein scheinen. Ich möchte hiemit im Zusammenhang nur erwähnen, daß der anatomische Bau im primären und im sekundären Blattstiel von *M. pudica* bekanntlich recht verschieden ist[1], während bei *M. Spegazzinii* eine auffällige Übereinstimmung besteht; nur die inverse Lagerung im Kantenbündel des sekundären Blattstiels, Holz nach außen, die mit dem Vorhandensein von Assimilationsgewebe über demselben zusammenhängt[2], ist in den zwei Kantenbündeln des primären nicht vorhanden.

Da bei *M. Spegazzinii* die Sekundärgelenke ebensogut reagieren wie das Hauptgelenk, habe ich bei allen angeführten Versuchen, die Zeit zwischen den Reaktionen dieser Gelenke gemessen. Um die geringe Leitungsgeschwindigkeit zu bestimmen, muß man Reize anwenden, die nur diese auslösen. Ich habe mich darauf beschränkt, ein Fiederblättchen möglichst schwach anzuschneiden und erhielt so am 30. Juli bei 30° C. im Mittel von zehn Versuchen $0 \cdot 26 \pm \pm 0 \cdot 013\,cm$ sek.$^{-1}$. So wie man in einem sekundären Blattstiel die mittlere Leitungsgeschwindigkeit am besten erhält, wenn man den anderen stark anbrennt, weil die rasch geleitete Erregung beim Übertritt von einem sekundären Blattstiel, in den anderen in die mittelrasch geleitete übergeht, so kann man sie im primären Blattstiel beobachten, wenn man ein anderes Blatt, ich habe immer ein um zwei Internodien entferntes genommen, stark anbrennt. Der Übergang der rasch in die mittelrasch geleitete Erregung findet hier im Stamm, wahrscheinlich beim Eintritt in denselben, statt. Ich habe zwei Versuchsreihen mit je zehn Versuchen ausgeführt:

2. Blatt oberhalb stark angebrannt. .	$0 \cdot 61 \pm 0 \cdot 04\,cm$ sek.$^{-1}$	33 ° C.	18. Juli
2. unterhalb	$0 \cdot 64 \pm 0 \cdot 04\,cm$ sek.$^{-1}$	30·5° C.	29 bis 30.

Die große Leitungsgeschwindigkeit beobachtet man leicht, wenn man einen sekundären Blattstiel stark anbrennt. Am 13. Juli erhielt ich bei 27° C. im Mittel von zehn Versuchen $1 \cdot 24 \pm 0 \cdot 09\,cm$ sek.$^{-1}$.

Die Leitungsgeschwindigkeiten sind also alle etwas geringer und untereinander weniger verschieden als im sekundären Blattstiel und, wieder zum Unterschied von *Mimosa pudica*, auch ganz wie in diesem alle durch Anbrennen auslösbar.

---

[1] G. Haberlandt, Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze, Leipzig, 1890, p. 20 bis 23.

[2] G. Haberlandt, l. p. 23.

4. Der Stamm.

Der Stamm von *Mimosa* ist vielleicht das einzige Objekt, an dem zwei verschiedene Arten der Leitung zum mindesten sehr wahrscheinlich sind. Ricca[1] hat gezeigt, daß eine Erregungsübertragung nicht nur über abgestorbene Stücke, sondern auch durch zwischengeschaltete, wassererfüllte Röhren möglich ist, wobei eine bei der Reizung entstehende erregungsauslösende Substanz vom Saftstrom verbreitet wird. Snow[2] konnte dies bestätigen und wies für *M. pudica* nach, daß die Geschwindigkeit des Saftstroms mit der der normalen Reizleitung im Stamm übereinstimmt. Zugleich wies er darauf hin, daß es auch weit höhere Leitungsgeschwindigkeiten im Stamm gebe, worauf ich unten zurückkomme; hier handelt es sich darum, wie weit ähnliches für *M. Spegazzinii* gilt. Zunächst fällt auf, daß die Leitung im Stamm bei dieser viel leichter auslösbar ist als bei *M. pudica;* oft genügen ganz geringfügige Einschnitte in ein Blättchen. Ich habe mich bei derart geringen Einschnitten in ein Blättchen an dem betreffenden Blatt überzeugt, daß nur die geringe Leitungsgeschwindigkeit ausgelöst war, und diese dann über zwei Internodien gemessen; zwei Versuchsserien am 18. Juli bei 31° C. ergaben:

basipetal........	$0 \cdot 18 \pm 0 \cdot 02$ *cm* sek.$^{-1}$	7 Versuche
akropetal	$0 \cdot 32 \pm 0 \cdot 03$ *cm* sek.$^{-1}$	10

Auch erfolgt die Ausbreitung der Erregung im Stamm, auf schwache Reize hin, nach oben meist über eine größere Strecke als nach unten. Dies und die Verschiedenheit der Leitungsgeschwindigkeiten spricht für einen Einfluß des Saftstroms. Das Mittel der Leitungsgeschwindigkeit in akropetalem Sinn ($0 \cdot 32$ *cm* sec.$^{-1}$) ist von der allerdings höchsten Geschwindigkeit des Saftsteigens, die Snow bei *M. pudica* gefunden hat ($0 \cdot 31$ *cm* sek.$^{-1}$, l. c., 1924, p. 356), kaum verschieden. Hingegen übertrifft das Mittel der Leitungsgeschwindigkeit in basipetalem Sinn ($0 \cdot 18$ *cm* sek.$^{-1}$) die höchste von Snow beobachtete Geschwindigkeit der basipetalen Farbstoffausbreitung ($0 \cdot 13$ *cm* sek.$^{-1}$, l. c., 1924, p. 357), um 38% der letzteren. Nun kann der Transport mit dem Saftstrom bei *M. Spegazzinii* allerdings etwas rascher sein als bei *M. pudica.* Anderseits hat Snow die Farblösungen an Schnittflächen abgeschnittener Sprosse gebracht, wobei der aufsteigende Saftstrom in seiner Geschwindigkeit eher etwas herabgesetzt worden sein dürfte, während der absteigende durch die obere Schnittfläche sehr beschleunigt, wenn nicht stellenweise erst erzeugt sein mochte. Ich halte es deshalb für wahrscheinlich, daß die basipetale Leitung im wesentlichen Erregungsleitung ist.

---

[1] U. Ricca, Solution d'un probleme de physiològie. La propagation de stimulus dans la Sensitive. Archives Italiennes de Biol., Bd. 65, p. 219 bis 232, 1916.

[2] R. Snow, Conduction of Excitation in Stem and Leaf of *Mimosa pudica.* Proceedings of the Roy. Soc. of London, B. Vol. 96, p. 349 bis 374, 1924.

Ich habe in einer großen Anzahl von Fällen die elektrischen Erscheinungen im Stamm, oberhalb eines Blattes, von dem ein Fiederblättchen schwach angeschnitten wurde, mit dem Kapillarelektrometer untersucht. In vielen Fällen blieb der Quecksilberminiskus vollständig in Ruhe; dabei muß allerdings die Möglichkeit zugegeben werden, daß eine Erregungsleitung in Gefäßbündeln stattfand, die zu weit von der eingestochenen Nadel entfernt waren. Vielfach traten Bewegungen des Quecksilberminiskus ein, die ich aber wegen ihres zeitlichen Verlaufes oder ihrer Geringfügigkeit oder wegen des gegen den mechanischen Effekt verspäteten Auftretens nicht als Argument für echte Erregungsleitung gelten lassen möchte und vielfach auch nicht als Ausdruck einer Zellerregung ansehe, denn auch alle Wasserverschiebungen im Gewebe können Potentialänderungen bewirken. In einigen Fällen habe ich, obzwar nur die langsame Erregungsleitung ausgelöst war, typische Negativitätswellen beobachtet, und bezeichnenderweise erstreckte sich in einem derartigen Fall die basipetale Leitung weiter als die akropetale.

Bei starken Reizen sind Negativitätswellen im Stamm regelmäßig zu beobachten. Um eventuelle höhere Leitungsgeschwindigkeiten zu bestimmen, habe ich ein Blatt stark angebrannt und über zwei Internodien gemessen. Zwei Versuchsreihen mit je zehn Versuchen vom 17. Juli bei 29° C. ergaben:

bei basipetaler Leitung ....$0 \cdot 53 \pm 0 \cdot 04$ *cm* sek.$^{-1}$,
» akropetaler ....$0 \cdot 42 \pm 0 \cdot 02$ *cm* sek.$^{-1}$.

Wegen Bevorzugung des basipetalen Sinns und der hohen Geschwindigkeit kommt ein Wandern der Erregungssubstanz mit dem Saftstrom hier nicht in Betracht. Sowohl der absolute Betrag der Geschwindigkeit dieser Leitung im Stamm als auch der Umstand, daß die Weiterleitung im nächsten primären Blattstiel nur mit mittlerer Geschwindigkeit stattfindet, machen sie der mittleren Leitungsgeschwindigkeit im Blatt vergleichbar. Es ist wahrscheinlich, daß auch Verletzungen des Stammes diese Leitungsgeschwindigkeit, wenn auch nicht regelmäßig, auslösen.

Ich habe schließlich die elektrischen Erscheinungen an Stämmen deren Phloëm und äußere Teile des Xylems über 1 bis 2 Internodien, wie die nachträgliche mikroskopische Untersuchung von Querschnitten ergab, abgeschabt waren, untersucht. Das Einstechen der Nadel in die geschälte Stelle führte hie und da zu einer Reaktion des darüberstehenden Blattes. Das starke Anbrennen eines Blattes unterhalb wurde über diese Stelle auffallend langsam geleitet; meist reagierten einige unterhalb inserierte Blätter vor dem oberhalb befindlichen. Am ersten Tag nach der Entrindung zeigten von elf Pflanzen alle eine meist deutliche Negativitätswelle. Am vierten Tag nach der Operation zeigten von acht Pflanzen drei eine deutliche Negativitätswelle, die anderen gaben unsichere Resultate.

Am achten Tag zeigten von zehn Pflanzen sechs negative Potentialschwankungen, zwei kleine, zwei zuerst positive und anschließend negative. Weil an diesen geschälten Pflanzen nur langsame Leitung beobachtet wurde, möchte ich annehmen, daß die rasche im Stamm an das Phloëm oder Kambium gebunden ist, weil die Negativitätswelle oft fehlte oder doch für den starken Reiz relativ schwach war, glaube ich, daß auch an ihr Phloëm oder Kambium stark beteiligt sind, doch muß es auch im Xylem oder innerhalb desselben noch erregbare und erregungsleitende Zellen geben. Es ist möglich, daß an vom Phloëm befreiten Stellen auch bei starken Reizen der Transport von Erregungssubstanz mit dem Saftstrom von Bedeutung ist.

5. Die ganze Pflanze.

Ich will, soweit unsere jetzigen Kenntnisse reichen, ein Bild der erregungsleitenden Systeme entwerfen. Das langsam leitende erstreckt sich durch die ganze Pflanze, ohne irgendwo unterbrochen zu sein, und ist mit allen Gelenken verbunden. Das System von mittlerer Leitungsgeschwindigkeit erstreckt sich ebenfalls durch die ganze Pflanze, ist auch mit allen Gelenken verbunden, doch kommt es öfter vor, daß einige, besonders Tertiärgelenke, übersprungen werden. Das System dürfte sich im Blatt, wie bei *M. pudica.* in den Kantenbündeln befinden. Die Erregung ist durch mechanische Verletzung und Anbrennen auslösbar und merkwürdigerweise auch durch die langsam geleitete Erregung im Sekundärgelenk. Die Erregung kann überall auf das langsam leitende System übertreten. Rasch leitende Systeme durchziehen, wahrscheinlich auch aus den Blättchen kommend, den sekundären und den primären Blattstiel, ohne die sekundären Blattstiele untereinander zu verbinden. Ein Übergang in die mittlere Leitungsgeschwindigkeit ist im Sekundär- und im Hauptgelenk möglich, in die geringe wahrscheinlich überall.

Die Erregungsleitung im Stamm von *Mimosa pudica.*

Bei schwächeren Reizen ist die Leitung bei *Mimosa pudica* im Stamm eine derart schlechte und unsichere, daß die Vorstellung der mit dem Saftstrom transportierten Erregungssubstanz sehr einleuchtend ist. Da Snow, wie erwähnt, gezeigt hat, daß die Geschwindigkeit des Saftstroms mit der gewöhnlichen Reizleitung übereinstimmt, ist jene von Ricca eingeführte Auffassung höchstwahrscheinlich zutreffend.[1] Dennoch ist es an warmen Tagen leicht,

---

[1] Leider hat Bose (Proceedings of the Roy. Soc. of London, B. Vol. 98, p. 290 bis 312, 1925), statt sich hievon am Stamm von *Mimosa pudica* zu überzeugen, die Geschwindigkeiten der Erregungsleitung und des Saftstroms nur am Blütenstand von *Biophytum sensitivum* und am Blatt von *Mimosa pudica* untersucht. In jenem Fall war die Übereinstimmung der Geschwindigkeiten nicht zu erwarten, in diesem hatte schon Snow, l. c., 1924, p. 362, ihre Verschiedenheit nachgewiesen. Daß es Bose nicht gelang, die Reizübertragung durch ein zwei

sich an guten Pflanzen zu überzeugen, daß es eine langsame echte Erregungsleitung im Stamm gibt. Man braucht nur einen sekundären Blattstiel stark anzubrennen, wobei die Erregung schon im primären nur langsam geleitet wird, und die Leitungsgeschwindigkeit über zwei Internodien zu messen. Ich erhielt so im Mittel aus je zehn Versuchen am 5. August bei 27 bis 32° C. in basipetalem Sinn $0 \cdot 96 \pm 0 \cdot 14$ *cm* sek.$^{-1}$, in akropetalem $0 \cdot 40 \pm 0 \cdot 05$ *cm* sek.$^{-1}$. Daß die Leitung überhaupt versagte, kam hiebei kaum vor, jedenfalls in basipetalem Sinn nicht öfter als in akropetalem. Der große Unterschied in den gemessenen Geschwindigkeiten kann auf oftmaligem Versagen der echten Erregungsleitung in akropetalem Sinn beruhen, wobei dann die langsame Reizübertragung durch den Saftstrom beobachtet worden wäre. Die größten beobachteten Geschwindigkeiten in akropetalem Sinn waren: 0·77, 0·71, 0·50, 0·40 *cm* sek.$^{-1}$; daß selbst diese alle unter dem Mittel der basipetalen Leitung bleiben, zeigt, daß die echte Erregungsleitung im Stamm in basipetalem Sinn begünstigt ist. Die Angaben Pfeffer's[1] daß unter Umständen beim Einschneiden in den Stengel nur die höheren, beim Durchschneiden des Blattstiels nur die tieferen Blätter reagieren, dürften ihre Erklärung darin finden, daß im ersteren Fall der Transport von Erregungssubstanz mit dem Saftstrom leichter ausgelöst wird, im letzteren die echte Erregungsleitung.

Das ausgezeichnete Pflanzenmaterial gab mir Gelegenheit, die rasche Leitung im Stamm, High-speed-Conduction Snows,[2] eingehender zu untersuchen. Pflanzen mit großen, schön dunkelgrünen Blättern eignen sich hiezu nicht, sondern entweder solche mit hellgrünen Blättern und langen Internodien (Schattenpflanzen) oder noch besser solche mit kleinen, rötlichen Blättern (Trockenpflanzen von sonnigem Standort). Außerdem kann man die rasche Leitung auf längere Strecken meist nur innerhalb weniger Stunden, ehe die Pflanzen in Schlafstellung übergehen, am besten zwischen 2 und 5 Uhr nachmittags, beobachten. Dann kann man aber, an günstigen Tagen, wenn man den Stamm nahe seinem oberen Ende durchschneidet oder mit einer starken Nadel in ihn einsticht, die rasche Leitung sich über die ganze Pflanze ausbreiten sehen, wobei auch die Blätter an starken langen Seitensprossen reagieren, so daß die größten Distanzen bei meinen Pflanzen etwa 60 *cm* betrugen. Es sind also die Angaben Snow's über die geringe Distanz der raschen

---

Stammstücke verbindendes, wassergefülltes Rohr zu beobachten, was Ricca, l. c., und Snow, l. c., 1924 gelang, und daß er auch die erregungsauslösende Wirkung von Extrakt aus zerriebenen Stücken der Pflanze nicht feststellen konnte, was den Genannten gelang und auch Seidel (Beitr. z. allg. Bot.. Bd. 2, p. 557 bis 575, 1923), Goebel (Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen, 2. Aufl., Jena, 1924, p. 480 f.). Süßengurth (Ber. über d. ges. Physiol. und exper. Pharm., Bd. 29, p. 732 f., 1925) und ich bestätigen konnten, ist mir ganz unverständlich.

[1] W. Pfeffer, Über die Fortpflanzung des Reizes bei *Mimosa pudica*. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 9, p. 321, 1873.

[2] R. Snow, l. c., 1924. p. 351 bis 353.

Leitung im Stamm zu berichtigen, und Meyen[1] behält mit seiner Beobachtung, daß sich ein $1^1/_4$ Fuß entferntes Blatt auf Einschneiden in den Stamm »momentan« senkt, trotz aller Anzweiflungen recht. Der Eindruck des Momentanen entsteht trotz der Leitung mit nur 4·1 *cm* sek.$^{-1}$, weil schon der erste Teil des Schnittes im Phloëm oder höchstens im Kambium, wie auch Snow angibt, als Reiz wirkt, während gefühlsmäßig der Reizmoment in die Zeit des größten Widerstandes im Holz verlegt wird. Die rasche Leitung ist nicht nur an der hohen Geschwindigkeit, sondern auch, wie zuerst Snow bemerkt hat, daran, daß nur die Hauptgelenke reagieren, leicht zu erkennen. Wegen der zweizeiligen Anordnung der Blätter und des damit in Zusammenhang stehenden Gefäßbündelverlaufes[2] habe ich

Tabelle 2.

Art des Reizes	Sinn der Leitung	Leitungsgeschwindigkeit u. wahrsch. Fehler *cm* sek.$^{-1}$	Temp. ° C.	Datum
Durchschneiden d. Stammes.	basipetal	3·8 ± 0·25	28	19.VIII. 1925
eines Blattst.		4·0 ± 0·20	27	15.—22.VIII. 1925
	akropetal	3·3 ± 0·27	27	15.—22.VIII. 1925
Anstechen d. Stammes....	basipetal	4·6 ± 0·23	26	5.VIII. 1925
....	akropetal	4·3 ± 0·20	27	5. u. 14. VIII. 1925
Abbiegen ..	basipetal	4·4 ± 0·31	27	12. u. 17. VIII. 1925
Verletzen d. Blütenstandes .		3·9 ± 0·19	27	12.—15.VIII. 1925
		4·1 ± 0·40		

die Leitungsgeschwindigkeit meist über zwei, seltener über vier Internodien gemessen; es ist auch an der zeitlichen Folge der Reaktionen oft die Zusammengehörigkeit der in morphologischem Sinn übereinanderstehenden Blätter zu erkennen. Die Resultate meiner Versuchsgruppen zu je zehn Versuchen sind in Tab. 2 zusammengestellt. Die ersten fünf betreffen offenbare mechanische Verletzungen des Stammes, beziehungsweise des primären Blattstiels. Die basipetale ist gegenüber der akropetalen Leitung etwas begünstigt, und zwar nicht nur in bezug auf die Geschwindigkeit, sondern auch bezüglich der Weite der Ausbreitung. Auf die Erscheinungen beim Abbiegen des Stammes wurde ich durch Goebel's

[1] F. J. F. Meyen, Neues System der Pflanzenphysiologie, 3. Bd., Berlin. 1839, p. 520.

[2] G. Haberlandt, l. p. 30.

Beobachtungen[1] aufmerksam. Die Leitungsgeschwindigkeit wurde nur in dem nicht verbogenen und nicht aus seiner Lage gebrachten Teil des Stammes gemessen. Auch durch Zerrung der ganzen Achse in ihrer Längsrichtung tritt oft Reizung ein.

Man kann die rasche Leitung im Stamm auch durch Einschneiden in den Blütenstand, Abschneiden seines Stiels oder Ausbrechen desselben in seiner Tragblattachsel auslösen. (Letzte Zelle von Tab. 2.) Bei den zwei erstgenannten Eingriffen ist die lange Reaktionszeit auffallend und läßt auf eine Latenz von einigen Sekunden oder auffallend langsame Leitung im Stiel des Blütenstandes schließen. Es scheint, als ob auch Verbrennen der Blütenstände hie und da die rasche Leitung im Stamm auslösen würde. Die langsame Erregungsleitung dürfte vom Blütenstand aus überhaupt nicht auslösbar sein; weder elektrisch[2] noch bei Durchschneidung des Stiels. Die Reaktionen von meist ein bis drei Blättern, die man auf Verbrennen oder starke Verletzung des Blütenstandes selbst erhält, kommen wahrscheinlich durch Reizübertragung nach Ricca, d. h. Transport von Erregungssubstanz mit dem Saftstrom, zustande.

An vier Pflanzen, deren Wurzeln gewaschen waren und in Wasser tauchten, habe ich versucht, die rasche Leitung durch Durchschneiden der Hauptwurzel auszulösen; drei Versuche verliefen negativ, obzwar Einschnitte in den Stamm die rasche Leitung bedingten, einer hatte ein sicheres, positives Ergebnis, eine große Zahl von Blättern reagierte in ganz typischer Weise.

Ich habe auch an einigen Pflanzen, wie oben für *M. Spegazzinii* beschrieben, an ein bis zwei Internodien Phloëm und Hambium entfernt und an diesen die elektrischen Erscheinungen, nach Anbrennen eines unterhalb befindlichen Blattes untersucht. Die Leitung versagte nur in einem Fall, war aber sonst auffallend langsam. Am ersten Tag nach dem Entrinden zeigten zwei Pflanzen negative Potentialschwankungen, drei keine. Am dritten Tag erhielt ich an zwei Pflanzen negative, an zwei Pflanzen erst positive, dann negative Ausschläge. Am achten Tage ergaben zwei Pflanzen keinen Ausschlag, eine einen negativen, eine erst einen positiven, dann einen negativen. Die negativen Potentialschwankungen dürften hier, wo sie überhaupt auftraten, meist nicht der Ausdruck echter Erregungsleitung sein, sondern eher der Erregung von Zellen entsprechen, die von der mit dem Saftstrom wandernden Erregungssubstanz erreicht werden. Auch für *M. Spegazzinii* dürfte

---

[1] K. Goebel, l. c., p. 479. Der Schälversuch Goebel's scheint mir nicht beweisend. Es ist nicht ersichtlich, ob Blätter unterhalb der geschälten und abgebogenen Stelle, die nicht aus ihrer Lage gebracht wurden, reagierten, ob überhaupt eine Leitung zu beobachten war und ob ausschließlich die Hauptgelenke reagierten. Außerdem können aber, bei Biegung des geschälten Teiles, auch Zerrungen des ungeschälten bewirkt worden sein.

[2] K. Umrath, Zur Theorie der elektrischen Erregung. Biologia generalis. Bd. 1, 1925 (*a*), p. 470.

diese Auffassung manchmal bei Leitung über entrindete Stellen und hie und da bei langsamer, akropetaler Leitung zutreffen.

Die Begünstigung der basipetalen Erregungsleitung.

Es scheint allgemein die basipetale Erregungsleitung gegenüber der akropetalen begünstigt zu sein, wenn nicht, wie im Blatt von *Mimosa pudica* und *Spegazzinii*, beide gleich sind. Für die rasche Erregungsleitung im Stamm von *M. Spegazzinii* und für beiderlei Leitung im Stamm von *M. pudica* habe ich das oben dargelegt. Montemartini[1] hat die Aktionsströme an Blättern nichtsensitiver Pflanzen nach Schnitt- und Brandverletzungen untersucht und gefunden, daß Leitungsgeschwindigkeit, Distanz der Leitung, Intensität und Dauer des Galvanometerausschlages bei basipetaler Leitung höhere Werte annehmen als bei akropetaler. Allen den genannten Bestimmungen ist aber gemeinsam, daß es sich wegen der sehr starken Reize, sicher nicht um Einzelerregungen handelt. Deshalb muß die Möglichkeit zugegeben werden, daß sich an den Verzweigungsstellen der Gefäßbündel die Frequenz der Erregungswellen in verschiedener Weise ändert und so das wahrscheinlich, besonders bei nichtsensitiven Pflanzen, häufige Erlöschen der jeweils ersten Welle eine bei akropetaler Leitung größere Verzögerung bedingt.

Der zeitliche Verlauf der Negativitätswelle und seine Beziehung zur Leitungsgeschwindigkeit.[2]

Die Untersuchung der die Erregungsleitung begleitenden elektrischen Erscheinungen hat bei den Mimosen gewisse Schwierigkeiten. Nachdem die in die zu untersuchende Stelle eingestochene Nadel mit dem einen Pol des Elektrometers, der Topf mit dem anderen verbunden war, haben wir gewartet, bis der Quecksilberminiskus vollständig in Ruhe gekommen war und seine Stellung einige Minuten beibehielt. In manchen Fällen blieben, meist unregelmäßige Schwankungen lange, oft stundenlang, bestehen, so daß diese Pflanzen nicht zu Versuchen verwendet werden konnten. Da sowohl Wasserströmungen in den kapillaren Gewebslücken und etwa damit verbundene Turgoränderungen als auch die verschiedensten Lebensfunktionen der Zellen, wie Transpiration, Atmung, Assimilation Potentialdifferenzen bedingen und zeitlichen Änderungen unterworfen sind, so ist ein derartiges Verhalten weiter nicht verwunderlich. Außerdem scheinen die Wasserverschiebungen, die mit der Reaktion

---

[1] L. Montemartini, Sulla transmissione degli stimoli nelle foglie e in modo particolare nelle foglie delle leguminose. Atti dell'Ist. Bot. di Pavia. Ser. II, Vol. XIII, 1907.

[2] Für die freundliche Unterstützung bei den Versuchen dieses Abschnittes möchte ich Herrn J. Rüpschl auch an dieser Stelle bestens danken.

von Gelenken verbunden sind, positive Schwankungen zu bedingen.[1] Wir haben deshalb im primären Blattstiel in einiger Entfernung vom Hauptgelenk eingestochen, im sekundären die Fiederblättchen bis auf einige wenige an der Spitze und an der Basis entfernt. Von etwa doch noch auftretenden »spontanen« oder sonstigen Potentialänderungen sind die die Erregungsleitung typisch begleitenden leicht durch ihren raschen Verlauf zu unterscheiden. Bei Auslösung der geringen Leitungsgeschwindigkeit, wir haben bei diesen Versuchen immer ein Fiederblättchen angeschnitten oder durchschnitten, beobachteten wir im primären Blattstiel von *Mimosa pudica* die Negativitätswelle regelmäßig, im sekundären von *M. pudica* und im primären von *M. Spegazzinii* in den meisten Fällen, manchmal allerdings nur als geringe Ausschläge, im sekundären Blattstiel von *M. Spegazzinii* aber selten. Es mag dies darauf beruhen, daß es mit unseren vergoldeten Nadeln, allerdings den feinsten erhältlichen Nähnadeln, wohl meist nicht gelang, die beiden dünnen, von einer gemeinsamen, geschlossenen und starken Bastscheide umgebenen zentralen Gefäßbündel anzustechen, was mit dem meist schlechten Halt der Nadeln im sekundären Blattstiel von *M. Spegazzinii* übereinstimmt.

Wenn man zunächst von der absoluten Dauer der Negativitätswelle und vom absoluten Betrag der maximalen Spannungsänderung, 0·005 bis 0·025 Volt, absieht, ist ihr zeitlicher Verlauf ein durchaus normaler wie etwa beim Muskel oder Nerv mit steilerem ansteigendem und flacherem absteigendem Schenkel. Bei starken Reizen, z. B. anbrennen, ist letzterer sehr in die Länge gezogen und die ganze Welle mehrgipfelig; inwieweit hieran verschieden rasch leitende Systeme beteiligt sind, bleibt durch künftige Untersuchungen zu entscheiden. Die Verlängerung des absteigenden Astes der Welle kann durch lebende Zellen bedingt sein, die für die Leitung gar nicht in Betracht kommen. Weiter können nach mehreren Minuten neuerliche, eingipfelige Wellen auftreten, denen Reaktionen der Gelenke entsprechen. In einem Fall wurde nach dem Anbrennen eine Welle dreizehn Minuten nach der ersten mehrgipfeligen und eine nach weiteren 20 Minuten beobachtet. Auch wenn bei schwächeren Reizen nur die geringe Leitungsgeschwindigkeit ausgelöst wurde, waren die Kapillarelektrometerkurven manchmal zweigipfelig, mit etwa 5 bis 25 Sekunden Gipfelabstand. Dies entspricht etwa dem Abstand der Erregungswellen, die man an sekundären Blattstielen schwach geschädigter Pflanzen beobachten kann, wenn entweder einzelne Blättchen zunächst stehenbleiben oder wenn die Tertiärgelenke zunächst nicht vollständig reagieren oder wenn die Erregung zunächst irgendwo stecken bleibt und von einer zweiten Welle überholt wird.

---

[1] A. J. Kunkel, Elektrische Untersuchungen an pflanzlichen und tierischen Gebilden. Pflüg. Arch., Bd. 25, p. 342 bis 379, 1881 und J. Ch. Bose, Comparative electro-physiology. Kap. V London 1907.

Der Zusammenhang von zeitlicher Dauer der Negativitätswelle und Leitungsgeschwindigkeit ist vielfach diskutiert worden und die Mimosen sind insofern zu derartigen Untersuchungen geeignete Objekte, als sie Teile haben, die sich bei sehr verschiedener Leitungsgeschwindigkeit sonst möglichst wenig unterscheiden. So ist z. B. die elektrische Erregbarkeit im primären und im sekundären Blattstiel von *M. pudica* nicht verschieden.[1] Wir haben vom primären und vom sekundären Blattstiel von *M. pudica* und vom primären von *M. Spegazzinii* je zehn gute Negativitätswellen erhalten. Aus den analysierten Kurven wurde die Anstiegszeit der Negativitätswelle abgelesen, wobei der Ablesungsfehler beim primären Blattstiel von *M. pudica* 0·5 sek., sonst 2 sek. nicht überschritten haben dürfte. Die Mittelwerte mit ihren wahrscheinlichen Fehlern sind in den ersten drei Zeilen von Tab. 3 enthalten, ebenso die entsprechenden Leitungsgeschwindigkeiten und die Produkte aus beiden, die Längen der Strecken zunehmender Negativität, die Anstiegslängen. Letztere sind als konstant anzusehen, denn ihre Unterschiede liegen innerhalb der Versuchsfehler. Drei brauchbare Versuche vom sekundären Blattstiel von *M. Spegazzinii* geben ähnliche Werte der Anstiegsdauer der Negativitätswelle wie die vom primären Blattstiel, und auch die Leitungsgeschwindigkeiten sind ja bei *M. Spegazzinii* nur wenig verschieden.

Ich habe mich bemüht, in der Tab. 3 eine Zusammenstellung der in der Literatur vorhandenen zuverlässigen Bestimmungen der Anstiegsdauer der Negativitätswelle und der betreffenden Leitungsgeschwineigkeiten zu geben und habe im vierten Stab das Produkt beider berechnet. Wie man sieht, liegt es immer zwischen 0·4 und 4 *cm*. (Der Wert 0·26 *cm* ist sicher falsch.) Besonders zu erwähnen sind die Verhältnisse am *Musculus hyoglossus* und *M. sartorius* des Frosches, wo die Leitungsgeschwindigkeiten verschieden sind, während der Unterschied in den Anstiegslängen der Negativitätswellen nicht als sichergestellt gelten kann. Daß diese Anstiegslänge beim quergestreiften Muskel von der Temperatur unabhängig sein dürfte, geht aus Versuchen von Lucas[2] hervor. Hingegen haben die Untersuchungen von Erlanger und Gasser[3] ergeben, daß für die verschiedenen in einem Nerven enthaltenden Fasern die Anstiegszeit der Negativitätswelle fast oder überhaupt konstant ist, während große Unterschiede der Leitungsgeschwindigkeiten vorhanden sind. Hier ist das Produkt aus Leitungsgeschwindigkeit und absolutem Refraktärstadium, die Refraktärlänge, nahezu konstant; Tab. 3, 5. Spalte. Man sieht aber, soweit Angaben

---

1 K. Umrath, l. c., 1925 (*a*) Beigefügte Tab. 46, 4. Fortsetzung.

2 K. Lucas, On the relation between the electric disturbance in muscle and the propagation of the excited state. Journ. of physiol., Bd. 39, p. 207 bis 227, 1909 bis 1910.

3 J. Erlanger and H. S. Gasser, The compound nature of the action current of nerve as disclosed by the cathode ray oscillograph. Amer. journ. of physiol., Bd. 70, p. 624 bis 666, 1924.

Tabelle 3.

Erregungsleitendes Gewebe	Leitungsgeschwindigkeit *cm* sek.$^{-1}$	Anstiegszeit der Negativitätswelle, sek.	Anstiegslänge der Negativitätswelle, *cm*	Refrakterlänge *cm*
Mimosa Spegazzinii, primärer Blattstiel ..	0·26 ± 0·013[1]	13 ± 1·0[2]	3·4 ± 0·31	
pudica, sekundärer Blattstiel, 26° C.	0·32 ± 0·007[3]	11 ± 0·7	3·5 ± 0·24	
primärer 26° C.......	1·5 ± 0·05[3]	2·9 ± 0·28	4·4 ± 0·45	
Hund, Musc. retractor penis[4]	0·4	2	0·8	
Ureter[5]	1·5	0·3	0·45	
Aplysia, Kropf[6]	1·7	2·3	3·9	
Anodonta, Verbindungsnerv[7]	4·6	0·1	0·46	
Hecht, Nervus olfactorius, Narkose[8]	5·6	0.075	0·42	
[8]	8·5	0·060	0·59	

[1] Bei durchschnittlich 30° C.

[2] Bei durchschnittlich 27° C.

[3] K. Umrath, l. c., 1925.

[4] E. Th. von Brücke, Pflüg. Arch., Bd. 133, p. 313 bis 340, 1910.

[5] L. Orbeli und E. Th. von Brücke, Pflüg., Arch., Bd. 133, p. 341 bis 364, 1910.

[6] R. Dittler, Pflüg. Arch., Bd. 141, p. 527 bis 540, 1911. Nach den Kurven ausgemessen.

[7] J. Leineweber, Beitr. z. Physiol. v. M. Cremer, Bd. I, p. 313 bis 335, oder Inaug.-Diss., Berlin, 1915. Die Anstiegszeit der Negativitätswelle ist nur den gut außmeßbaren Kurven entnommen, die Leitungsgeschwindigkeit als Mittel der Angaben für dieselben Versuche gerechnet.

[8] J. Koike, Zeitschr. f. Biol., Bd. 55, p. 311 bis 342, 1911. Anstiegszeit nach den Kurven ausgemessen.

Erregungsleitendes Gewebe	Leitungsgeschwindigkeit *cm* sek.—1	Anstiegszeit der Negativitätswelle, sek.	Anstiegslänge der Negativitätswelle, *cm*	Refraktärlänge *cm*
Hecht, Nervus olfactorius	20[9]	0·047[9]	0·94	1·0[10]
Frosch, Ventrikl	7[11]	0·1[12]	0·7	8·5[13]
Pferd, Milznerv[14]	48	0·68	3·3	
Eledone moschata, Mantelnerv[15]	63	0·0041	0·26	
[16]	452	0·0027	1·2	
Octopus vulgaris, [15]	155	0·0062	0·96	
[17]	451	0·0019	0·86	
Scaeurgus tetracirrus, [15]	147	0·0058	0·85	
Sipunculus nudus Retraktor[18]	103	0·026	2·7	

[9] S. Garten, Pflüg. Arch., Bd. 77, p. 485 bis 520, 1899. Mittelwert aus Garten's Angaben.

[10] W. Schulze, Pflüg. Arch., Bd. 127, p. 57 bis 73, 1909. Schulze gibt die Beziehung von absolutem Refraktärstadium und Anstiegszeit der negativen Schwankung an.

[11] F. Hofmann. Nagel's Handbuch der Physiologie des Menschen, Bd. 1, 1909, p. 251. Mittelwert für den Froschventrikel.

[12] C. D. Adrian, l. c., nach den Kurven gemessen.

[13] Mittel aus verschiedenen Literaturangaben und eigenen Versuchen.

[14] S. Garten, Winterstein's Handbuch d. vergleich. Physiol. Bd. III, 2. Hälfte, 1910 bis 1914, p. 143 f.

[15] S. Fuchs, Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss., Wien, Bd. 103, Abt. 3, p. 207 bis 209.

[16] H. Boruttau, Pflüg. Arch., Bd. 66, p. 285 bis 307, 1897.

[17] H. Boruttau, l. c., und Pflüg. Arch., Bd. 107, p. 193 bis 206, 1905.

[18] R. F. Fuchs, Pflüg. Arch., Bd. 136, p. 65 bis 100, 1910. Anstiegszeit nach den Kurven ausgemessen.

Erregungsleitendes Gewebe	Leitungsgeschwindigkeit *cm* sek.$^{-1}$	Anstiegszeit der Negativitätswelle, sek.	Anstiegslänge der Negativitätswelle, *cm*	Refraktärlänge *cm*
Frosch, Musc. hyoglossus, 3·6° C.[19] ..	55·0 ± 4·4	0·0145 ± 0·00103	0·80 ± 0·085	
sartorius, 3·6° C.[19]	123 ± 7·4	0·00956 ± 0·00088	1·18 ± 0·129	
1·7° C.[20]	70	0·0188	1·32	
19° C.[20]	293	0·0025	0·73	
....	130[21]	0·0035[21]	0·46	0·6[22]
Nerv γ (Erlanger-Gasser)[23]..... ..	1500	0·0007	1·05	6·7
β ( )[23].........	2500	0·0007	1·75	5·2
α ( )[23].........	4200	0·0007	2·94	6·0

[19] B. P. Babkin, Pflüg. Arch., Bd. 125, p. 595 bis 600, 1908. Nach der Tabelle des Autors berechnet.

[20] S. Garten, Abhandl. d. math.-phys. Kl. d. königl. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. 26, p. 331 bis 415, 1901. Anstiegszeiten nach den Kurven ausgemessen.

[21] E. D. Arian and D. R. Owen, Journ. of physiol., Bd. p. 326 bis 331, 1921. Anstiegszeit nach den Kurven gemessen.

[22] C. D. Arian, l. Mittelwert des absoluten Refraktärstadiums aus den Diagrammen.

[23] J. Erlanger and H. S. Gasser, l.

über die Refraktärlänge gemacht werden können, daß diese nicht besser konstant ist als die Anstiegslänge der Negativitätswelle. Wenn man Versuche von Adrian[1] mit den oben erwähnten von Lucas zusammenhält, scheint die Refraktärlänge beim quergestreiften Muskel von der Temperatur abhängig zu sein.

Die Erregungswelle und ihre Fortpflanzungsgeschwindigkeit sind offenbar von verschiedenen Größen abhängig, von denen die Anstiegszeit der Negativitätswelle wie auch das absolute Refraktärstadium ebenfalls in mehr oder weniger einfacher Weise abhängen. Dabei müssen aber entweder alle diese Größen bis auf eine von geringem Einfluß sein, oder es muß zwischen ihnen ein innerer Zusammenhang bestehen, derart, daß sich die Extreme der Anstiegslängen der Negativitätswellen nur wie 1 10 verhalten, obzwar sich die der Leitungsgeschwindigkeiten wie 1 10.000 verhalten. Zum mindesten muß es als äußerst wahrscheinlich gelten, daß wenigstens den bisher auch in bezug auf ihre elektrischen Begleiterscheinungen genauer untersuchten Vorgängen der Erregungsleitung ein einheitliches Prinzip zugrunde liegt.

Zusammenfassung.

1. Bei *Mimosa Spegazzinii* gibt es ebenso wie bei *M. pudica* verschiedene erregungsleitende Systeme mit drei Leitungsgeschwindigkeiten im Blatt und zwei im Stamm.

2. Das langsam leitende System bei *M. Spegazzinii* durchzieht die ganze Pflanze, ebenso das mittelrasch leitende. Das rasch leitende kommt wahrscheinlich auch aus den Blättchen und durchzieht den sekundären und den primären Blattstiel, ohne die beiden sekundären direkt zu verbinden.

3. Der Übertritt der Erregung von dem rasch und von dem mittelrasch leitenden System auf das langsam leitende scheint überall möglich zu sein. Die Erregung in den beiden ersteren ist durch mechanische Verletzung oder Anbrennen auslösbar, im mittelrasch leitenden auch durch Übertritt vom rasch leitenden im Sekundär- und im Hauptgelenk und merkwürdigerweise im mittelrasch leitenden System eines sekundären Blattstiels auch durch die langsam geleitete Erregung im Sekundärgelenk.

4. Die Leitungsgeschwindigkeiten sind bei *M. Spegazzinii* am höchsten im sekundären Blattstiel, etwas geringer im primären, am geringsten im Stamm und im Blättchen.

5. Das rasch leitende System bei *Mimosa pudica*, das nur mit den Hauptgelenken in Verbindung steht und so gut wie ausschließlich mechanisch erregbar ist, erstreckt sich durch die ganze Pflanze, unterirdisch wahrscheinlich noch in die Hauptwurzel. Auch im Stamm von *M. pudica* läßt sich eine langsame Erregungsleitung nachweisen.

---

[1] E. D. Adrian, The recovery process of excitable tissues. Part II. Journ. of physiol., Bd. 55, p. 193 bis 225, 1921.

6. Die Reizleitung durch Transport von Erregungssubstanz mit dem Saftstrom im Stamm kommt bei *M. pudica* bei den meisten und besonders bei schwächeren Reizen in Betracht. Bei *M. Spegazzinii* wird die langsame Erregungsleitung im Stamm in akropetalem Sinn in der Regel durch den rascheren Transport von Erregungssubstanz mit dem Saftstrom verdeckt, in basipetalem Sinn gilt wahrscheinlich das Umgekehrte. Die Reizleitung durch Transport von Erregungssubstanz mit dem Saftstrom ist selbstverständlich in akropetalem Sinn begünstigt, die echte Erregungsleitung in basipetalem, wenn sie nicht vom Sinn der Leitung unabhängig ist.

7. Der zeitliche Verlauf der Negativitätswelle steht in Beziehung zur Leitungsgeschwindigkeit, so daß das Produkt aus Leitungsgeschwindigkeit und Anstiegszeit der Negativitätswelle, d. h. ihre Anstiegslänge, für *Mimosa*, soweit die Genauigkeit der Bestimmungen reicht, konstant ist. Obzwar dies keineswegs allgemein gilt, sind doch alle Anstiegslängen zwischen 0·4 und 4 *cm* gelegen, während sich der Bereich der Leitungsgeschwindigkeiten von 0·3 bis 4000 *cm* sek.$^{-1}$ erstreckt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. Karl Linsbauer für die Anteilnahme und das rege Interesse, das er dieser Arbeit entgegengebracht hat, für viele wertvolle Ratschläge sowie für Material und Arbeitsplatz meinen herzlichsten und ergebensten Dank auszusprechen.